蓝钟花属的种子形态学研究及其分类学意义*

周 卓^{1,2},陈光富^{1,3},张建文¹,牛 洋¹,李志敏³,孙 航^{1**} (1中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室,云南昆明 650201;

2 中国科学院大学, 北京 100049; 3 云南师范大学生命科学学院, 云南 昆明 650092)

摘要:对蓝钟花属(Cyananthus) 11 种植物的种子在体视显微镜和扫描电镜下的外部形态、内部结构以及 微形态特征进行研究。结果表明:蓝钟花属种子呈窄卵形,表面光滑,颜色多为黑色、褐色至棕色,其中 多年生组表面具有特殊黑色斑纹;胚属短小型,胚乳白色或棕色,胶质或脂质;种皮表面纹饰为条纹型, 网壁螺旋排列或平行排列,又可细分为阔网状条纹、窄网状条纹与一般性条纹三种类型。种子形态在属下三组间差异明显,种子长度、表面颜色及表面纹饰为属内组的划分提供了重要依据。此外,一年生组各种在种子形态上分化最为明显,可能与其较强的适应性有关。

关键词: 蓝钟花属; 种子形态学; 分类学; 系统学

中图分类号: () 944; () 949

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2013)03-265-08

Studies on Seed Morphology of *Cyananthus* (Campanulaceae) and Its Taxonomical Significance

ZHOU Zhuo^{1,2}, CHEN Guang-Fu^{1,3}, ZHANG Jian-Wen¹, NIU Yang¹, LI Zhi-Min^{1,3}, SUN Hang^{1**}

(1 Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3 Life Science School, Yunnan Normal University, Kunming 650092, China)

Abstract: Morphological characteristics of seeds (external, interior and seed-coat) in 11 species of Cyananthus were examined under stereomicroscope and scanning electron microscopy (SEM). The results indicate that seeds of Cyananthus are narrowly ovoid in shape, episperm are black, tan or brown and smooth. The episperm of sect. Stenolobi has a special black seed mottling. Embry of the seeds belongs to dwarf type, with white or brown, colloidal or oily endosperm. Ornamentation of seed coat belongs to striate type, ribs arranged spirally or parallel, and could further be divided into three types, as broadly reticulate-striate, narrowly reticulate-striate and striate. The seed morphology varies apparently among the three sections within the genus. The characters of seeds, such the length, the color on the surface and the ornamentation on seed coat, are of great significance in distinguishing the three sections of Cyananthus. Besides, sect. Annui demonstrated the highest level of diversification in seed morphology, which may be correlated to the more advanced adaptation of this section.

Key words: Cyananthus; Seed morphology; Taxonomy; Systematics

蓝钟花属 (*Cyananthus* Wallich ex Bentham) 于喜马拉雅地区,是中国-喜马拉雅植物区系的 隶属于桔梗科 (Campanulaceae),其分布区仅限 特有类群 (廉永善, 1983)。该属共有 20 种左

^{*} 基金项目: 科技部科技基础性工作专项重点项目(2007FY110100)

^{**} 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: hsun@ mail. kib. ac. cn

收稿日期: 2013-03-26, 2013-04-15 接受发表

作者简介;周 卓 (1986-)男,博士研究生,主要从事植物分类与分子系统学研究。E-mail; zhouzhuo@ mail. kib. ac. cn

右,其中很多种都是中国-喜马拉雅地区高山灌丛及草甸植被的重要组成部分(洪德元和马黎明,1991)。廉永善(1983)在《中国植物志》中记载中国有该属植物 25 种、15 变种,除一种产于印度和克什米尔地区外,中国涵盖其他所有种类。在此之后,洪德元和马黎明(1991)以及尼泊尔学者 Shrestha(1997)先后对本属植物进行过修订,合并了一些种类。根据"Flora of China"(Vol. 19)记载,全世界蓝钟花属植物共有 18 种,中国有 17 种,其中 9 种为中国特有(Hong 等, 2011)。

洪德元和马黎明(1991)将蓝钟花属分为三组,即:宽瓣组 sect. Cyananthus (中国 6 种)、多年生组 sect. Stenolobi Franch. (中国 7 种)和一年生组 sect. Annui (Lian) Hong et L. M. Ma (中国 4 种)。宽瓣组和多年生组均为多年生草本,茎基膨大,顶端被膜质鳞片,其中宽瓣组的花萼被棕黑色的刚毛,花冠浅裂,花冠裂片近圆形、宽卵形或长圆形,长宽近相等或长大于宽,但绝不达 2.5 倍,而多年生组的花萼无毛或被淡色柔毛,花冠深裂,裂片呈倒卵形,长宽比大于 2.5 倍;一年生组具一年生习性,茎基纤细,无膜质鳞片,花通常较小,4 基数或5 基数,多直立生长。

迄今为止,仅对该属的花粉形态学进行了研究。Dunbar (1975)选取了属内不同组的4个种(其中宽瓣组2种,多年生组和一年生组各1种)进行花粉形态学的研究,结果显示这4种花粉类型和特征一致,均具8~10长沟,沟膜及

沟间区具疣状或颗粒状突起。种子形态学是植物 系统与演化研究的重要领域之一, 种子的形态特 征在植物中比较稳定, 其外形、大小、颜色有着 非常重要的系统学意义 (Whiffin 和 Tomb, 1972; 赵佐成, 1988; 李瑞军和刘鸣远, 1989)。随着扫 描电镜技术的发展,种子表面的微形态特征也得 到进一步揭示,从而能够提供更有价值的分类学 资料 (Murata, 1992, 1995; Buss 等, 2001; 马成 亮, 2003)。蓝钟花属的种子形态学资料, 除 Shrestha (1997) 做过零星几个种的种皮微形态 的描述外,尚未有人做过系统地分析。为了对该 属的种子形态特征有更为全面的认识和深入的了 解,我们开展了蓝钟花属种子形态学的研究。本 研究希望通过较为全面的采样, 在描述和报道蓝 钟花属三个组各代表类群种子形态特征的基础 上,分析和探讨种子特征在属内或组间的系统学 意义和分类学价值。

1 材料和方法

1.1 实验材料

用于本研究的材料全部采自野外且为成熟种子,其中宽瓣组4种,多年生组4种,一年生组3种。其中,一年生组的胀萼蓝钟花(C. inflatus)为一并系类群,其西藏个体与云南和四川个体在分子系统树上分属两支(Zhou等,待发表),我们因此对该种不同分布区的居群分别取样进行探讨。本次研究总计选取蓝钟花属植物11种12个个体,三个组均有代表,材料采集地及采集编号见表1,所有凭证标本均存放于中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)。

表 1 材料来源及凭证标本

Table 1 Source of plant materials used in the study

分类群 Taxa	采集地点 Locality	凭证标本号 Voucher
心叶蓝钟花 Cyananthus cordifolius	西藏,吉隆 (Xizang, Jilong)	Nie-1019
裂叶蓝钟花 C. lobatus	西藏, 亚东 (Xizang, Yadong)	Nie-951
小叶蓝钟花 C. microphyllus	西藏, 聂拉木 (Xizang, Nielamu)	Nie-968
有梗蓝钟花 C. pedunculatus	西藏, 亚东 (Xizang, Yadong)	Nie-950
细叶蓝钟花 C. delavayi	云南, 昆明 (Yunnan, Kunming)	SunH-0514
川西蓝钟花 C. dolichosceles	四川, 巴塘 (Sichuan, Batang)	SunH-07ZX-3601
灰毛蓝钟花 C. incanus	四川, 巴塘 (Sichuan, Batang)	SunH-07ZX-3657
大萼蓝钟花 C. macrocalyx	云南, 中甸 (Yunnan, Zhongdian)	SunH-07ZX-3517
蓝钟花 C. hookeri	四川, 甘孜 (Sichuan, Ganzi)	SunH-07ZX-3953
胀萼蓝钟花 (四川) C. inflatus (SC)	四川, 稻城 (Sichuan, Daocheng)	SunH-07ZX-3602
胀萼蓝钟花 (西藏) C. inflatus (XZ)	西藏, 亚东 (Xizang, Yadong)	Nie-955
丽江蓝钟花 C. lichiangensis	云南, 中甸 (Yunnan, Zhongdian)	SunH-07ZX-3505

1.2 实验方法

- (1) 种子外部形态:在奥林巴斯-SZX16体视显微镜下观察种子的形状及表面颜色并拍照,测量种子的长度和宽度。每个物种取15~20粒种子进行测量,计算其平均值及标准偏差值。
- (2) 种子内部结构: 种子的内部形态结构同样具有重要的意义,如子叶的位置和排列方式在十字花科中甚至是分属的参考依据(刘长江等,2004)。因此,在解剖镜下沿背缝线小心对蓝钟花种子进行纵切,而后在体视显微镜下观察胚的形状及长度,胚乳的质地及颜色等性状并进行拍照。
- (3) 种子微形态特征: 未经任何处理, 直接用双面 胶将种子粘在样品台上, 喷金镀膜后在 KYKY-1000B 扫 描电镜下观察种子表面纹饰并照相。

2 结果与分析

2.1 蓝钟花属种子的外部形态

蓝钟花属种子的表面平滑,但表面的颜色在组间差异显著且在组内极为一致。多年生组最为独特,颜色深棕色至深褐色,背缝线平直,表面布有黑色斑纹,而宽瓣组与一年生组均无此斑纹。宽瓣组颜色最深,黑色至深棕色,背缝线偏斜。一年生组的颜色最浅,为红棕色至浅褐色,背缝线偏斜(图1)。

2.2 蓝钟花属种子的内部解剖结构

蓝钟花种子的胚短小,呈线形,子叶发育不良,属短小型胚 (Martin,1946)。其中宽瓣组和多年生组的胚长度约占种子总长度的1/3~1/2,宽瓣组的胚乳呈白色,淀粉状胶质,而多年生组的胚乳呈红棕色,胶质。一年生组的内部结构则

相对多样,蓝钟花(C. hookeri) 胚明显,长度约占种子总长度的3/4,胚乳白色;而胀萼蓝钟花和丽江蓝钟花(C. lichiangensis)的种子油脂含量较高,胚不明显,胚乳呈红棕色,脂质(图2)。

2.3 蓝钟花属种子表皮的微形态

蓝钟花属所有种类的种皮表面都为条纹状纹饰(刘长江等,2004),若从外观上看可分为两种类型,即螺旋状条纹和一般性条纹。蓝钟花(图3:E)与丽江蓝钟花(图3:F)较为特殊,属螺旋状条纹型,其表皮棱(网壁)与种子长轴不平行,呈螺旋状排列;其他各种均属一般性条纹型,表皮棱与种子长轴平行(图3:A-D)。因一般性条纹外观极其一致,我们只选取了宽瓣组1种,多年生组2种和一年生组的1种展示。

蓝钟花属种皮表面纹饰若按照表皮棱宽度和 密度及网眼大小又可大致分为3类:

- (1) 阔网状条纹型 (broadly reticulate-striate): 表皮棱相对较窄,排列稀疏,网眼较大,呈四边形、长条形至梭形。只有一年生组的胀萼蓝钟花(*C. inflatus*)属此类型(图4: J-K)。
- (2) 窄网状条纹型 (narrowly reticulate-striate): 表皮棱相对较宽,排列稀疏,网眼较小,呈长梭形。该类型在蓝钟花属中最为普遍,宽瓣组及多年生组 (除大萼蓝钟花 *C. macrocalyx*) 的大部分种类均属此类型(图4: A-G)。
- (3) 一般性条纹型(striate): 表皮棱相对较宽,排列极为紧密,网眼极小而不显著,线形。多年生组的大萼蓝钟花、一年生组的蓝钟花和丽江蓝钟花属此类型(图4:H、I、L)。但与一年生组的蓝钟花与丽江蓝钟花之螺旋状条纹不同,大萼蓝钟花的表皮棱与种子长轴平行。

3 讨论

桔梗科植物种子的形态已有一些报道,如沙参属 Adenophora (李瑞军和刘鸣远,1989),风铃草属 Campanula (Alcitepe,2010),金钱豹属 Campanumoea 和党参属 Codonopsis (孙庆文和何顺志,2009),轮钟草属 Cyclocodon (洪德元和潘开玉,1998)及半边莲属 Lobelia (Murata,1992,1995)等。通过与桔梗科其他各属的种子形态相比较,我们认为党参属的种子形态特征与

表2 体视显微镜及扫描电镜下蓝钟花属植物种子形态特征

Table 2 Seed morphological features of Cyananthus under stereomicroscope and soanning electron microscopy

					_				
		外部形态	₩į		内部	力部解剖结构		大·集	牟 子衡
分类群 Taxa	长度 Length/mm	宽度 Width/mm	太/競 L/W ratio	颜色 Colour	胚的颜色及长度 Embryo	胚乳 Endosperm	油脂量 Oil	种皮表面纹饰 Ornamentation	网壁及网眼 Reticulum and Mesh
宽瓣组 Sect. Cyananthus									
心叶蓝钟花 C. cordifolius	1.64 ± 0.17 $(1.48, 2.01)$	0.61 ± 0.07 $(0.52, 0.73)$	2.71±0.42	黑色,深褐色	灰色, 约占1/2	田	\Leftrightarrow	窄网状条纹型	网壁宽, 疏, 网眼小
製叶蓝钟花 C. lobatus	1.96±0.12 (1.81, 2.13)	0.71 ± 0.07 $(0.54, 0.79)$	2.81±0.44	黑色,深褐色	灰色, 约占1/2	田	\Leftrightarrow	窄网状条纹型	网壁宽, 疏, 网眼小
小叶蓝钟花 C. microphyllus	1.72 ± 0.15 (1.55, 2.00)	0.67 ± 0.05 $(0.60, 0.77)$	2.59±0.31	黑色,深褐色	灰色, 约占1/2	白色	4	窄网状条纹型	网壁宽, 疏, 网眼小
有梗蓝钟花 C. pedunculatus	$1.92\pm0.14 \\ (1.62, 2.01)$	0.62 ± 0.10 $(0.44, 0.76)$	3.16±0.52	黑色,深棕色	灰色, 约占1/2	田	4	窄网状条纹型	网壁宽, 疏, 网眼小
多年生组 Sect. Stenolobi									
细叶描钟花 C. delavayi	1.24 ± 0.19 $(1.00, 1.49)$	0.49 ± 0.05 $(0.44, 0.56)$	2.54±0.50	深棕色, 有 黑色斑纹	灰色, 约占1/4	深褐色	4	窄网状条纹型	网壁宽, 疏, 网眼小
川西福钟花 C. dolichosceles	1.30±0.14 (1.06, 1.45)	0.53 ± 0.05 $(0.47, 0.63)$	2.45±0.29	深棕色, 有 黑色斑纹	灰色, 约占1/3	深褐色	\Leftrightarrow	窄网状条纹型	网壁宽, 疏, 网眼小
灰毛描钟花 C. incanus	1.01 ± 0.10 $(0.85, 1.15)$	0.36 ± 0.04 $(0.30, 0.44)$	2.82±0.24	深棕色,有 黑色斑纹	灰色, 约占1/3	为的	4	窄网状条纹型	网壁宽, 疏, 网眼小
大專蓝钟花 C. macrocalyx	1.42 ± 0.12 $(1.37, 1.50)$	0.57 ± 0.04 $(0.54, 0.62)$	2.51±0.16	深棕色,有 黑色斑纹	灰色, 约占1/3	红桥色	$\stackrel{\leftarrow}{\hookrightarrow}$	条纹型,平行排列	网壁宽,密,网眼 极小
一年生组 Sect. Annui									
蓝钟花 C. hookeri	$1.25\pm0.12 \\ (1.02, 1.40)$	0.58 ± 0.06 $(0.48, 0.66)$	2.18±0.22	禁色	灰色, 约占3/4	田	4	条纹型,螺旋排列	网壁宽,密,网眼 极小
米専協争花(四川) C. inflatus (SC)	0.96 ± 0.07 $(0.88, 1.08)$	0.45 ± 0.04 $(0.39, 0.49)$	2.16±0.15	红棕色	不明显	茶色	₩.	阔网状条纹型	网壁窄, 疏, 网眼大
胀導磁钟花 (西藏) C. inflatus (XZ)	0.93 ± 0.10 (0.83, 1.04)	0.43 ± 0.05 (0.36, 0.47)	2.20±0.11	浅棕色	不明显	黎	PA	阔网状条纹型	网壁窄,疏,网眼大
丽江蓝钟花 C. lichiangensis	1.00 ± 0.09 $(0.85, 1.11)$	0.49 ± 0.03 (0.44, 0.56)	2.06±0.24	克特色	不明显	特色	₩	条纹型,螺旋排列	网壁宽, 密, 网眼 极小

注:种子长宽及长宽比表示方式为:平均值+标准偏差值 (最大值,最小值) Notes: The seed length, width and L/W ration representation: mean+SD (the maximum and the minimum value)



图 1 体视显微镜下蓝钟花属种子外部形态

Fig. 1 External morphology of seeds of Cyananthus under stereomicroscope

sect. Cyananthus (宽瓣组): A-D; A: C. cordifolius; B: C. lobatus; C: C. microphyllus; D: C. pedunculatus. sect. Stenolobi (多年生组): E-H; E: C. delavayi; F: C. dolichosceles; G: C. incanus; H: C. macrocalyx. sect. Annui (一年生组): I-L; I: C. hookeri; J: C. inflatus (SC); K: C. inflatus (XZ); L: C. lichiangensis (A, D-L: bars=500 µm; B-C: bars=1 mm)



图 2 体视显微镜下蓝钟花属种子内部结构

Fig. 2 Interior structures of seeds of Cyananthus under stereomicroscope

sect. Cyananthus (宽瓣组): A-D; A: C. cordifolius; B: C. lobatus; C: C. microphyllus; D: C. pedunculatus. sect. Stenolobi (多年生组): E-H; E: C. delavayi; F: C. dolichosceles; G: C. incanus; H: C. macrocalyx. sect. Annui (一年生组): I-L; I: C. hookeri;

J: C. inflatus (SC); K: C. inflatus (XZ); L: C. lichiangensis (A-L: bars=200 μm)

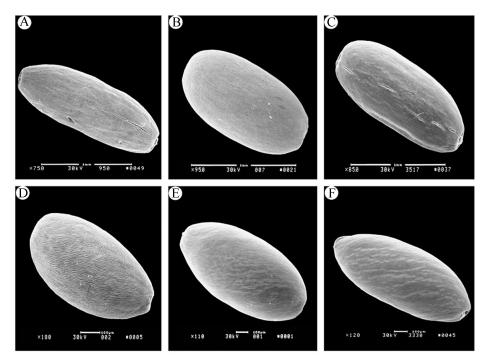


图 3 扫描电镜下蓝钟花属种子的整体外观

Fig. 3 General appearances of seeds of $\it Cyananthus$ under SEM

sect. Cyananthus (宽瓣组): A: C. pedunculatus. sect. Stenolobi (多年生组): B: C. incanus; C: C. macrocalyx sect. Annui (一年生组): D: C. inflatus (SC); E: C. hookeri; F: C. lichiangensis

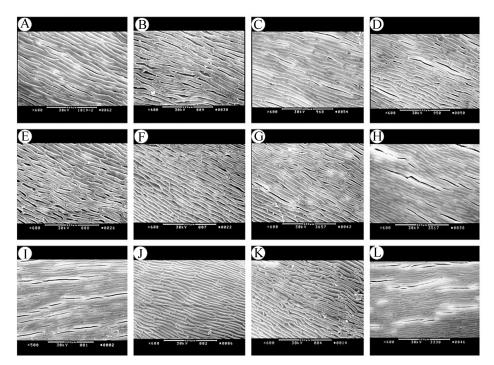


图 4 扫描电镜下蓝钟花属种子种皮表面纹饰

Fig. 4 Ornamentation of seed coat of Cyananthus under SEM

sect. Cyananthus (宽瓣组): A-D; A: C. cordifolius; B: C. lobatus; C: C. microphyllus; D: C. pedunculatus. sect. Stenolobi (多年生组): E-H; E: C. delavayi; F: C. dolichosceles; G: C. incanus; H: C. macrocalyx. sect. Annui (一年生组): I-L; I: C. hookeri;

J: C. inflatus (SC); K: C. inflatus (XZ); L: C. lichiangensis

蓝钟花属的最为接近。而党参属的大部分种类种皮纹饰也属窄网状条纹型(孙庆文和何顺志,2009),除少数形态较特殊的类群种子具翼外,其他大部分种类的种子为卵球形,长度也多在1.0~2.0 mm 之间。另外,部分风铃草属植物的种子也与蓝钟花属的类似,种皮纹饰呈条纹状(Alcitepe,2010)。其他的属,如网壁具球状突起的沙参属(李瑞军和刘鸣远,1989),网眼呈多边形的金钱豹属(孙庆文和何顺志,2009)与轮钟草属(洪德元和潘开玉,1998)等,都与蓝钟花属差异明显。近年来关于桔梗科的分子系统学重建结果(Haberle等,2009;Roquet等,2009)也显示,党参属(广义,含细钟花属 Leptocodon)与蓝钟花属为姊妹类群,二属亲缘关系最近,都属于桔梗科的桔梗大支(Platycodonoids)类群。

根据花冠形态、花萼被毛式样以及生长习性上的不同,蓝钟花属植物被划分为三个形态上差别迥异的组,即宽瓣组、多年生组和一年生组(洪德元和马黎明,1991; Hong等,2011)。本研究所选取的材料涵盖了该分类系统中全部三个组的类群,结果强烈支持形态上对属下分组的处理。种子形态在蓝钟花属各组间差异显著,三组植物的种子从外观上基本就可区分开来,多年生组表面具黑色斑纹,宽瓣组种子狭长且颜色较深,一年生组种子短阔颜色较浅。三者在种子内部及微形态上也有差异,三组植物的具体区别特征可详见结果与分析部分及检索表。因此,种子形态为蓝钟花属内组的划分提供了较为重要的分类学证据。

另外,种子形态在一年生组的种间水平上差 异也十分明显。一年生组共有4种,在蓝钟花属 内是形态分化最为明显的一支(洪德元和马黎 明, 1991), 种间差异极其显著, 组内各个种都 具有一些独特且易于区分的性状。如该组中蓝钟 花花小且为4基数,丽江蓝钟花花为黄色且花萼 被棕黑色刚毛,毛基膨大呈黑色疣状凸起 (廉 永善, 1983; 洪德元和马黎明, 1991)。相比较而 言, 宽瓣组和多年生组在种间界限上则要相对模 糊, 多是靠数量性状 (如叶柄长度, 叶长宽比, 花冠裂片长宽比等)来进行种的划分。种子形 态学的观察结果与植物形态上的这种现象极其一 致。本研究选取了除束花蓝钟花 (C. fasciculatus) 外其他3种一年生组的种子进行观察,3种 植物的种子同样分化明显, 易于区别; 而种子形 态在宽瓣组和多年生组内则较为一致,差异甚 微,无法为这两个组内种级水平的区分提供有效 的分类依据。从传统的进化观点来看,一年生植 物在生存适应能力方面要胜于多年生植物 (Stebbins, 1982), 其在繁殖分配上投入更多, 正是这种较强的适应能力促使了一年生组植物在 种子形态上明显的分化。一年生组内的胀萼蓝钟 花和蓝钟花分布往西可延伸至锡金、尼泊尔,往 东可至滇中地区,是整个属内在水平尺度上跨度 最大的。同时, 胀萼蓝钟花还是属内垂直梯度上 分布范围最广的种,可从海拔 1900 m 至 4900 m。我们推测,一年生组的植物为了适应更加多 变的环境,于是在种子上产生了更加多样化的特 征,如高的油脂含量,长度可至种子总长3/4的 胚等。

根据对3个组种子形态的比较研究,我们归纳出以下的蓝钟花属植物种子分组以及一年生组分种的检索表:

蓝钟花属植物种子形态特征分类检索表

- 1. 种子表面颜色不均一, 具黑色斑纹 **多年生组 sect.** *Stenolobi* 1. 种子表面颜色均一, 无黑色斑纹 2. 种子狭长,长大于 1.60 mm,长宽比大于 2.4、颜色深,黑色至深褐色;种皮表面棱与种子长轴平行,网眼小

 - - 3. 种子表面棱与种子长轴平行,排列稀疏, 网眼极大, 呈四边形至长梭形 胀萼蓝钟花 C. inflatus
 - 3. 种子表面棱螺旋状排列,不与种子长轴平行,排列紧密,网眼极小,几成线形

致谢 云南师范大学的欧阳铖人在种子野外采集中提供 大力帮助;中国西南野生生物种质资源库的杜燕老师和 李慧老师帮助完成种子的解剖及拍照工作,杨湘云博士 与郭云刚老师在实验工作中给予帮助;中国科学院昆明 植物研究所樊熙锴先生帮助完成扫描电镜观察。

[参考文献]

- 廉永善, 1983. 中国植物志73 卷, 第2分册 [M]. 北京: 科学出版社, 5—28
- Altitepe E, 2010. Studies on seed morphology of Campanula L. section Quinqueloculares (Boiss.) Phitos (Campanulaceae) in Turkey [J]. Pakistan Journal of Botany, 42 (2): 1075—1082
- Buss CC, Lammers TG, Wise RR, 2001. Seed-coat morphology and its systematic implications in *Cyanea* and other genera of Lobelioideae [J]. *American Journal of Botany*, **88** (7): 1301—1308
- Dunbar A, 1975. On pollen of Campanulaceae and related families with special reference to the surface ultrastructure [J]. Botaniska Notiser, 128: 73—101
- Haberle RC, Dang A, Lee T et al., 2009. Taxonomic and biogeographic implications of a phylogenetic analysis of the Campanulaceae based on three chloroplast genes [J]. Taxon, 58: 715— 734
- Hong DY (洪德元), Ma LM (马黎明), 1991. Systematics of the genus Cyananthus Wall. ex Royle [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报), 29 (1): 25—51
- Hong DY (洪德元), Pan KY (潘开玉), 1998. The restoration of the genus *Cyclocodon* (Campanulaceae) and its evidence from pollen and seed-coat [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **36** (2): 106—110 (in English)
- Hong DY, Lammers TG, Klein LL, 2011. Cyananthus [A]. In: Wu ZY, Raven P (eds.), Flora of China [M]. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 19: 506—512
- Liu RJ (李瑞军), Liu MY (刘鸣远), 1989. Studies on the morphology of the seeds of the Campanulaceae in Heilongjiang province and their taxonomic significance [J]. Natural Sciences Journal of Harbin Normal University (哈尔滨师范大学自然科学学报), 5 (1): 98—101
- Liu CJ (刘长江), Lin Q (林祁), He JX (贺建秀), 2004. Meth-

- ods and terminology of study on seed morphology from China [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica (西北植物学报), **24** (1): 178—188
- Ma CL (马成亮), 2003. Studies on the seed morphology of *Rorippa* in Shandong and its systematic taxonomy significance [J]. *Guihaia* (广西植物), **23** (2): 145—148
- Martin AC, 1946. The comparative internal morphology of seeds [J]. The American Midland Naturalist, 36 (3): 519—521
- Murata J, 1992. Systematic implications of seed coat morphology in Lobelia (Campanulaceae-Lobelioideae) [J]. Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo (section 3), 15: 155—172
- Murata J, 1995. A revision of infrageneric classification of systematic Lobelia (Campanulaceae-Lobelioideae) with special reference to seed coat morphology [J]. Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo (section 3), 15: 349—371
- Roquet C, Sanmartín I, Garcia-Jacas N et al., 2009. Reconstructing the history of Campanulaceae with a Bayesian approach to molecular dating and dispersal-vicariance analyses [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 52: 575—587
- Shrestha KK, 1997. Taxonomic revision of the Sino-Himalaya genus *Cyananthus* (Campanulaceae) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **35** (5): 396—433
- Stebbins GL, 1982. Major trends of evolution in the Poaceae and their possible significance [A]. In: Estes JR, Tyrl RJ, Brunken JN (ed.), Grasses and Grasslands, Systematics and Ecology [M]. Okla: University of Oklahoma Press, 3—36
- Sun QW (孙庆文), He SZ (何顺志), 2009. Microstructure characteristics of seed from 11 species of *Codonopsis* and *Campanumoea* (Campanulaceae) [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **29** (3): 475—481
- Whiffin T, Tomb AS, 1972. The systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited Melastomataceae [J].

 American Journal of Botany, 59 (4): 411—422
- Zhao ZC (赵佐成), 1988. A study on seed characters in Chinese Blyxa [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报), **26** (4): 290—298
- Zhuo Z, Hong DY, Niu Y et al., Phylogenetic and biogeographic analyses of the Sino-Himalayan endemic genus Cyananthus (Campanulaceae) and implications for the evolution of its sexual system [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, in press